한국동물분류학회지 제17권 제2호
The Korean Journal of Systematic Zoology
Vol. 17, No. 2: 263-275 (October 2001)

종설 (Review)

새로운 동물계통

김 창 배 · 김 원*
(한국생명공학연구원, *서울대학교 생명과학부)

요 약

전통적인 동물의 계통수는 초기발생 형질들에 기초하여 몸 구조의 복잡성에 따라 동물문들을 단순한 동물에서 복잡한 동물 순으로 점진적으로 배열하는 것인데 현재 활발히 연구되는 분자계통 연구들이 이 경향을 재평가하고 새로운 계통과 의미를 제시하고 있다. 주로 18S rRNA에 의한 분자계통에 의하면 무체강동물과 의체강동물과 같이 진체강동물로의 전이단계에 위치했던 무리들이 서로 나뉘어서 진체강동물 안에 속하게 된다. 이러한 새로운 분자계통은 좌우대칭동물의 공동조상에 대한 새로운 가정들을 세울 수 있는 뼈대와 비교발생학 및 비교유전체학 정보가 해석될 수 있는 토대를 제공한다.

Key words animal phylogeny, molecular relationships, 18S rRNA, Hox, new interpretation

전통적인 동물계통

19세기에 기록되기 시작한 동물문(動物門, animal phylum)은 현재 35개 정도가 학술적으로 받아들여지고 있다(Table 1). 동물문은 그 구성원들이 공유하는 체형(body plan)에 의해 규정되는데, 특정 동물문에 속하는 모든 종들은 일련의 형질들을 공유하기 때문에 해당 동물문에 위치된다. 예를 들면, 체절화된 몸, 키틴으로 된 큐티클층의 체벽, 체절화된 부속지로 절지동물이 규정되고, 연체동물은 치설, 외투막과 발을 가지며, 극피동물은 성체가 오방사대칭(pentaradial symmetry)이고, 척추동물은 척삭(脊索, notochord), 새열(鰓裂, gill slit), 척주(脊柱, vertebral column)를 가진다. 이에 비해 동물문 사이의 계통유연관계는 수십 년 동안 논란이 되어왔다. 그 이유는 동물계의 문들 사이에 뚜렷한 공유파생형질(共有派生形質, synapomorphy)이 없어서 이들을 묶어서 상위무리로 배열할 수 없

* Corresponding author: Chang-Bae Kim
E-mail: changbae@mail.kribb.re.kr, Tel: 042-860-4643

Table 1. Metazoan phyla. The animal phyla are arranged according to the number of identified species. The species diversity of each phylum is variable dependent on sources. See Brusca and Brusca, 1990; Gerhart and Kirschner, 1997; 김훈수 등, 1997; 한국생물과학협회, 2001.

Phylum (동물문)	Common names (일반명)	Species number (종수)
1. Arthropods (절지동물)	Insects, crustaceans, spiders, myripods, pycnogonids,	1,000,000-10,000,000
2. Nematodes (선형동물)	Roundworms	12,000-1,000,000
3. Molluscs (연체동물)	Snails, clams, octopus	50,000-110,000
4. Chordates (척색동물)	Vertebrates, sea squirts (ascidians), amphioxus (lancelets)	48,000-50,000
5. Annelids (환형동물)	Segmented worms	9,000-15,000
6. Plathyhelminthes (편형동물)	Flatworms, planaria, flukes, tapeworms	15,000-20,000
7. Cnidaria (자포동물)	Jellyfish, hydra, corals	9,000-11,000
8. Porifera (해면동물)	Sponges	4,000-9,000
9. Echinoderms (극피동물)	Starfish, sea urchins, sea cucumbers	6,000-7,000
10. Ectoprocta (=Bryozoa, 태형동물)	Moss-animals	4,000
11. Rotifers (윤형동물)	Wheel-animalcules	1,500-1,800
12. Nemertean worms (=Nemertines, 유형동물)	Ribbon worms	600-900
13. Gastrotricha (복모동물)	–	450
14. Nematomorphs (유선형동물)	Horsehair worms	250
15. Acanthocephala (구두동물)	Spineheaded worms	300-700
16. Tardigrades (완보동물)	Water bears	170-550
17. Brachiopods (완족동물)	Lampshells	310-335
18. Sipunculids (성구동물)	–	250-320
19. Kinorhyncha (동문동물)	–	150
20. Entoprocta (=Kamptozoa, 곡형동물)	Moss animals	60-150
21. Hemichordates (반색동물)	Acorn-worms	85-100
22. Ctenophora (유즐동물)	Comb-jellies, sea-gooseberries	80-100
23. Mesozoa (중생동물)	–	50-100
24. Gnathostomulids (악구동물)	–	80
25. Onychophora (유조동물)	Velvet worms	80
26. Echiuroids (의충동물)	Urechus	80-135
27. Chaetognaths (모악동물)	Arrow worms	60-100
28. Pentastomes (=Lingulatida, 설형동물)	Tongue worms	60
29. Pogonophora (유수동물)	–	45-135
30. Priapulids (새예동물)	–	17
31. Phoronids (추형동물)	–	15
32. Loricifera (동갑동물)	–	9
33. Vestimentifera (의유수동물)	–	8
34. Cyclophora (구륜동물)	–	1
35. Placozoa (판형동물)	–	1

기 때문이다. 또한, 성체에서 뚜렷한 상동형질을 발견할 수 없었기 때문에 동물학자들은 초기발생의 유사성에 대한 비교연구를 통해 동물의 초기발생에서 상동성을 찾으려고 하였다. 따라서, 초기발생 형질들을 기준으로 동물학자들은 동물문보다 상위인 몇 개의 무리들을 설정할 수 있었고, 이러한 상위무리들을 복잡성(complexity)이 증가하는 방향으로, 즉 계통수의 뿌리에 원시적인 동물들을 두고, 보다 고등한 동물들은 이 보다 위쪽에 위치하도록, 조직하였다(Fig. 1). 이런 방식에 의해 가장 원시적인 동물로 간주되는 해면동물(조직단계의 동물로서 몇몇 분화된 세포들을 가지고 신경세포는 없다)과 여타 동물들이 나누어진다. 해면동물을 제외한 동물들은 배엽(胚葉, germ layer)의

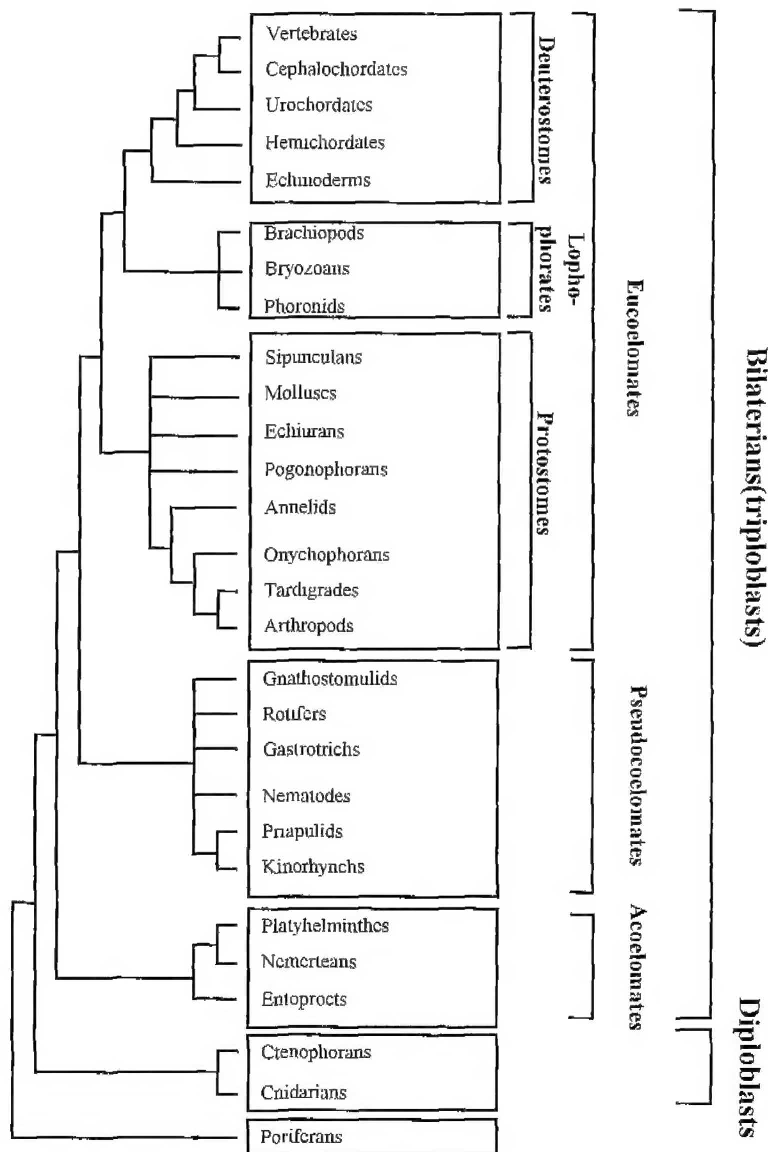


Fig. 1. The traditional animal phylogeny modified from Hyman, 1940, Brusca and Brusca, 1990 and Adoutte *et al.*, 2000.

수로 세분된다. 자포동물은 표피와 신경계를 형성하는 몸 바깥의 외배엽과 소화관을 형성하는 몸 안쪽의 내배엽의 두 조직층으로 구성된 이배엽동물(diploblastic animal)이다. 이외의 동물들은 외배엽과 내배엽 사이에 위치하며 근육과 내부기관을 정교하게 하는 중배엽을 가지는 삼배엽동물(triploblastic animal)이다. 또한, 자포동물은 몸이 방사대칭(放射對稱, radial symmetry)이지만, 모든 삼배엽동물은 몸이 좌우대칭(左右對稱, bilateral symmetry)이다. 유즐동물(有櫛動物, ctenophores), 판형동물(板形動物, placozoan), 중생동물(中生動物, mesozoans)의 계통위치는 분명하지 않지만, 원시적인 동물로 자포동물과 함께 계통수의 뿌리에 위치시킨다.

좌우대칭동물은 체강(體腔, coelom, body cavity)의 유무에 따라 크게 무체강동물(acoelomates)과 체강동물(coelomates)로 나누어진다. 무체강동물(편형동물과 유형동물 포함)은 외배엽과 내배엽 사이의 공간이 중배엽성의 세포들로 거의 모두 채워져 있다. 이에 반해, 체강동물의 이 공간은 중배엽성 조직으로 둘러싸여 있고, 액체로 채워져 있다. 다시 체강동물은 의체강동물(擬體腔動物, pseudocoelomates)과 진체강동물(眞體腔動物, eucoelomates)로 나뉘는데, 이 중 진체강동물은 선구동물(先口動物, protostomes)과 후구동물(後口動物, deuterostomes)로 세분된다. 선구동물과 후구동물의 차이점은 다음과 같다: 발생과정에서 나타나는 구멍인 원구(原口, blastopore)가 선구동물에서는 입으로 후구동물에서는 항문으로 발생한다. 또한, 선구동물은 대개 나선난할(螺線卵割, spiral cleavage)을 하고, 후구동물은 방사상난할(放射狀卵割, radial cleavage)을 한다. 선구동물의 체강은 중배엽덩어리가 갈라져서 만들어지고(裂體腔, schizocoel), 후구동물의 체강은 원장(原腸)벽이 좌우에서 팽출하여서 생긴다(腸體腔, enterocoel). 전형적으로 선구동물의 신경삭(nerve cord)은 배 쪽에, 후구동물의 신경관(neural tube)은 등 쪽에 있다. 선구동물에는 절지동물, 환형동물, 연체동물, 성구동물, 유수동물, 완보동물, 유조동물 등이 포함된다. 후구동물에는 극피동물, 반삭동물, 척삭동물이 포함되며, 척삭동물은 다시 미삭동물, 두삭동물, 척추동물로 구성된다. 이외에 촉수관(觸手冠)을 가지는 촉수동물(lophophorates) (태형동물, 완족동물, 추형동물 포함)이 선구동물 혹은 후구동물에 속하는 지는 논란거리가 되어왔다. 한편, 의체강동물<혹은 대형동물(袋形動物)>의 체강은 포배강(胞胚腔)에서 유래한 것인데 선형동물, 윤형동물, 유선형동물, 새예동물 등이 속한다. 대개 의체강동물은 무체강동물과 진체강동물의 중간에 위치시킨다.

위에 나열한 데로 다소간 차이는 있지만, 동물학 교과서들(Hyman, 1940; Barnes, 1985; Brusca and Brusca, 1990)에 나오는 동물계통은 다음과 같다. 해면동물이 계통수의 뿌리에 있고 각각 선구동물과 후구동물을 대표하는 절지동물과 척삭동물이 계통수의 두 가지에 위치한다. 그리고, 이들 사이에 몸 구조의 복잡성 정도에 따라 여러 동물들이 곁가지들에 위치한다. 이러한 몸체 구성의 복잡성에 따라 동물을 배열하는 것은 최근까지도 거의 의심 없이 받아들여지고 있다. 최근에 형태형질의 분기론적(cladistic) 연구(Meglitsch and Schram, 1991; Nielsen, 1995)는 이 고정개념을 약간 개선하고 있지만 근본적 반대개념은 주지 못하는데 현재 활발히 연구되는 분자계통 연구들이 이 경향을 재평가하고 새로운 계통과 의미를 제시하고 있다.

분자적인 동물계통

동물의 분자계통 연구는 1988년 Field 등(Field *et al*., 1988)의 논문으로 시작되었다. 이 논문에서 18개 동물문에 속하는 20종의 18S 리보솜 RNA(18S rRNA)의 부분 염기서열을 이용하여 최초로 동물의 분자계통이 제안되었다. 이 최초의 분자 동물계통은 다음과 같다. 1) 이배엽동물은 동물의 단계통이 재발견되기 이전 시점에서 일찍 삼배엽동물로부터 갈라져 나왔다. 이 결과는 전통적인 계통과는 상반되는 것인데, 그 원인으로는 짧은 염기서열을 이용했고 특히, 계통수가지의 길이

(branch length)가 긴 무리들을 보정하지 않은 것이다. 그러나, 이후 연구에서 보다 긴 염기서열이 사용되고, 더욱 많은 분류군이 이용되며, 긴가지무리 모인현상(long-branch attraction)에 의한 잘못들이 처리되면서 이 문제는 수정되었다. 2) 체강동물은 단계통군이고 무체강동물인 편형동물과 자매군이었다. 3) 체강동물에서 절지동물, 나선난할을 하는 선구동물, 극피동물, 척삭동물의 4개의 단계통군(clade)이 확인되었다. 이들간의 분지순서는 알 수 없지만 이들의 관계가 마치 수풀 같아서 캄브리아기 동물의 폭발적인 출현을 반영한다고 본다. 4) 후구동물의 계통은 안정되고 관계를 분명히 알 수 있으며 전통 동물계통을 확인해 주었다. 예를 들어, 극피동물과 척삭동물이 자매군으로 나타나서 전통 계통에서는 이들 관계가 매우 적은 발생형질에 기초하였지만, 분자계통에 의해 재확인되었다. 5) 선구동물 무리의 계통은 불분명하고 혼동되었다. 이 논문이 발표된 이후 전통적 접근으로 해결하지 못하던 문제들을 분자계통이 해결할 수 있다는 많은 기대와 가능성을 가지고 rRNA 염기서열에 의한 분자계통 논문들이 발표되어 왔다.

rRNA 데이터가 증가함에 따라 점점 많은 분류군과 동물문을 다루는 계통수가 작성되면서 많은 분류군에서 전통 계통수와 같은 계통유연관계가 확인되었지만 다음과 같은 두 가지 문제가 발생하였다. 첫째, 서로 다른 계통수 작성프로그램을 사용하였을 때 혹은 분석하는 종들의 구성이 서로 다를 때는 작성되는 계통수가 같지 않았다. 환형동물, 연체동물과 같이 전통적으로 분명히 단계통군으로 인식되던 동물문들이 분자계통에서는 자연무리(natural group)로 확인되지 않아서 전통분류학자의 지지를 얻지 못하였다. 이와 같은 문제점은 여러 가지 원인에 의해 발생하는 데 어떤 것은 분명한 오류이거나 어떤 것은 계통수 작성의 본질적인 문제인 경우도 있었다. 가장 큰 문제는 긴가지무리 모임현상(Felsenstein, 1978)인데 연구되는 유전자의 돌연변이 속도가 상대적으로 높은 종들은 잘못된 계통위치에 서로 모이거나 계통수의 뿌리에 잘못 모여서 위치하게 된다(e.g. Ruiz-Trillo *et al*., 1999). 이러한 문제는 분석되는 종들의 돌연변이 속도를 상대진화속도검증(relative rate test) (Sarich and Wilson, 1973; Tajima, 1993)을 통해서 확인하여 빠른 속도를 보이는 종들은 분석에서 제외하면 어느 정도 해결될 수 있다. 계통수의 어떠한 부분에서 관계가 불분명할 때는 대개 한꺼번에 종들이 분화된 것으로 해석하기도 한다(Philippe *et al*., 1994). 그러나, 이것들이 돌연변이 포화(mutational saturation)혹은 분석되는 무리 사이에 돌연변이 속도가 서로 달라서 분석오류를 일으키거나 18S rRNA가 이들 관계를 알기에는 한계가 있다(Abouheif *et al*., 1998)는 등의 원인으로 이들을 설명하기도 한다. 돌연변이 포화와 긴 계통수가지를 가지는 분류군을 확인하는 방법들이 개발되고 있고 이것들을 이용하면 문제를 일으키는 데이터들을 찾아서 분석에서 제외시킬 수 있다. 또한, 분석에 모든 염기서열 치환(substitution)을 쓰지 않고 가장 계통적 의미가 있는 정보만을 선발하는 방법들도 개발되고 있다(e.g. Hwang *et al*., 2001). 동물무리가 짧은 시간에 빠르게 생겨나는 적응방산(adaptive radiation)이 동물진화에서도 여러 번 나타나는 데 이 경우 염기서열 데이터가 많아도 동물군의 계통순서를 재작성하기가 어렵다. 이런 문제를 해결하는 데 18S rRNA가 계통척도로 좋지 않은 경우가 많은 데 18S rRNA와 같은 계통척도의 변별력을 해당 분류군의 기원과 비교하여 그 타당성을 확인한 후에 해당 척도를 이용해야 한다. 예를 들어, 어떤 유전자가 너무 변화가 심하면 오래 전에 기원한 동물계통에는 맞지 않고 반대로 유전자가 너무 안정하면 최근에 분화된 동물의 계통에는 적합하지 않다(Hwang and Kim, 1999). 따라서, 분자척도의 염기서열 변화 정도와 분석하고자 하는 무리의 기원정도를 고려하여 경우에 알맞은 척도를 선택해야 한다. 그러나, 알맞은 척도를 선택했다고 해도 이 척도가 분석하는 무리의 진화과정에서 종분화가 많이 이루어진 부분들의 계통 순서를 정확히 분리해내지는 못한다. 이 경우에는 종분화가 많이 이루어진 부분들에서 일어났던 형태적 형질변화와 정성적인 분자형질의 변화 등 18S rRNA를 보충하는 형태와 정성적 분자정보들을 이용하여 이 문제를 해결할 수도 있다.

이러한 문제점들이 있지만 분자계통에 의해 다음과 같은 새로운 사실들이 밝혀졌다. 첫째, 해면

동물은 후생동물(metazoans)의 자매군임이 확실하다(Cavalier-Smith *et al*., 1996). 그렇지만, 좌우대칭동물과 어떠한 동물(예, 해면동물, 자포동물, 유즐동물)이 자매군 인가는 18S rRNA를 포함한 몇 가지 분자척도로는 확실하지 않다(Collins, 1998; Kim *et al*., 1999). 둘째, 오래 전부터 인정받아 온 체절로 된 무리인 체절동물(Articulata, 환형동물과 절지동물 포함)은 분해되어 환형동물은 연체동물 그리고 나선난할과 담륜자유생(擔輪子幼生, trochophore larva)을 가지는 선구동물들과 같은 무리를 이룬다(Kim *et al*., 1996; Min *et al*., 1998). 이러한 결과는 형태, 발생 형질의 분지분석에 의한 연구 결과와 잘 일치하는 데 형태 형질의 분석에 의하면 이 무리를 진담륜동물(Eutrochozoa)라고 이름한다(Eernisse *et al*., 1992). 또한, 무체강동물에 속했던 유형동물은 형태형질의 재분석에 의해 진담륜동물로 그 위치가 이동되는 데(Turbeville *et al*., 1992), 유형동물이 가지는 문강(rhynchocoel)이 진체강이라는 사실에 기반을 둔다(Turbeville and Ruppert, 1985). 셋째, 촉수동물의 새로운 계통위치이다. 촉수동물은 그 구성원들이 입 주위에 촉수열로 된 촉수관을 공통적으로 가지고 있다. 촉수동물을 선구동물 혹은 후구동물에 위치시키는 지는 논란거리 였는 데 대개 후구동물에 위치시켰다. 그 이유는 촉수동물이 방사상난할을 하고 입의 형성과정이 후구동물과 비슷하며, 체강이 후구동물처럼 삼등분되어 있기 때문이다. 그러나, 분자계통에 의하면 촉수동물은 환형동물과 연체동물과 함께 무리 지어서 선구동물에 속하는 데 이 새로운 무리는 촉수관과 담륜자유생을 가지므로 촉수담륜동물(Lophotrochozoa)이라고 명명되었다(Halanych *et al*., 1995).

이와 같이 분자계통에 의하면 체강동물은 크게 후구동물과 선구동물의 두 단계통군으로 나누어지고, 다시 선구동물은 크게 촉수담륜동물과 절지동물로 나뉘어 진다. 한편, 무체강동물과 의체강동물은 분자계통에 의하면 완전히 없어지게 된다. 의체강동물의 유연관계를 파악할 수 있는 형질이 매우 적어서 그 계통위치를 알기가 어렵고, 의체강동물이 보이는 단순함이 원시적인 형질들인지도 해석하기 쉽지 않았다. 18S rRNA 데이터에 의한 결과를 보면, 의체강동물은 자연무리가 아니고 그 구성원들이 여러 무리로 나눠어지는 데 어떠한 것들은 촉수담륜동물에 들어가고 어떠한 것들은 절지동물과 가깝게 위치된다(Winnepenninckx *et al*., 1995). 유전체연구와 발생연구의 중요 대상인 예쁜꼬마선충(*Caenorhabditis elegans*)이 속한 선형동물의 구성원들이 대개 다른 동물들 보다 빠르게 진화하는 관계로 긴가지무리 모임현상에 의해 계통수의 뿌리에 위치함으로 그 위치의 진위를 파악하기 어렵다. Aguinaldo 등(Aguinaldo *et al*., 1997)은 비교적 느리게 진화하는 선형동물 종들을 분석에 넣으면 선형동물의 위치가 계통수의 보다 위쪽에 위치함을 알 수 있었다. 또한 그 위치가 절지동물과 가까움도 알 수 있었다. 이와 함께 이 논문에서 유선형동물과 새예동물과 같은 의체강동물이 역시 절지동물과 가까움을 보여주었다. 이 새로운 무리는 그 구성원들이 모두 체벽의 큐티클을 탈피하기 때문에 탈피동물(Ecdysozoa)이라고 명명되었다(Aguinaldo *et al*., 1997). 편형동물의 경우도 느리게 진화하는 구성원들을 분석하면 그 위치가 촉수담륜동물과 가깝게 된다. 이 결과는 여러 rRNA에 의한 계통연구와 일치한다(Balavoine, 1997). 한편, Balavoine(Balavoine, 1998)와 Ruddle 그룹(Bartels *et al*., 1993)의 연구에 의하면 편형동물은 거의 완전한 Hox 유전자 클러스터를 가지고 있다고 한다. 이 결과는 체절화되어 있지 않은 단순한 편형동물이 복잡한 체절동물에서나 볼 수 있는 완전한 Hox 유전자 클러스터를 가지므로 편형동물을 원시적인 좌우대칭동물에 위치시키는 것은 잘못되었고 편형동물의 단순성은 이차적으로 변형된 것이라는 사실을 암시한다. 그렇지만, 촉수담륜동물과 탈피동물 내에서 유연관계는 아직도 분명하지 않다. 즉, 촉수담륜동물에서 환형동물과 연체동물은 단계통군이 아니고 탈피동물 구성원의 유연관계는 모호하다.

결론적으로 18S rRNA에 의한 분자계통은 다음과 같은 세 가지 단계통군의 존재를 확인시킨다. 좌우대칭동물은 선구동물과 후구동물로 나뉘고, 다시 선구동물은 촉수담륜동물과 탈피동물로 구분된다. 선구동물의 두 단계통군인 촉수담륜동물과 탈피동물의 존재는 Carroll, Akam, Adoutte 그룹의 공동연구에 의한 Hox 유전자 계통에 의해 재확인되었다(de Rosa *et al*., 1999). 후구동물의 계통은

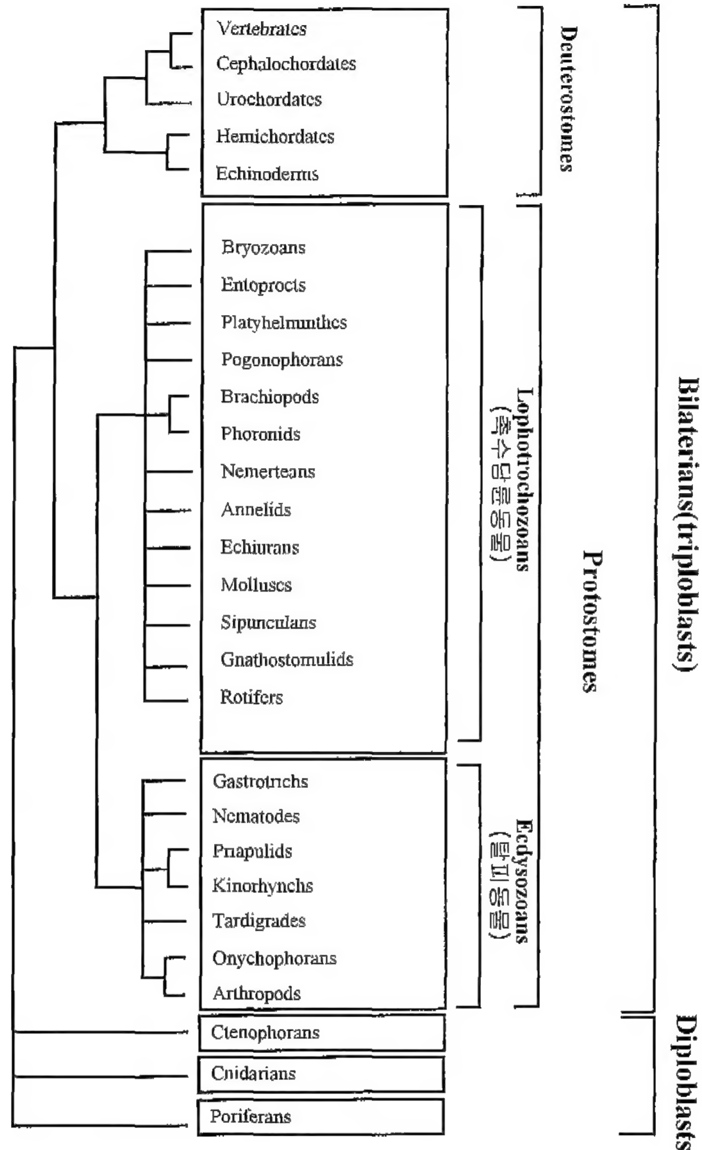


Fig. 2. The molecular-based animal phylogeny adapted from Adoutte *et al*., 2000 and Holland, 1999.

상대적으로 안정한 데 분자계통에 의해 확인된 것은 반삭동물과 극피동물의 자매군 관계이고 이것이 다시 척삭동물과 자매군이므로 척추동물의 기원에 관한 가설들의 검증을 가능하게 한다 (Cameron *et al*., 2000). 분자계통에서 이들이 잘 확인되지만 이들간의 상호 관계를 알기 위해서 보다 많은 연구가 필요하다. 한편, 촉수담륜동물과 탈피동물 내부의 계통은 명확하지 않지만 이것이 이들이 빠르게 분화했다는 증거가 될 수 있다. 이 결과들을 종합하면 Fig. 2와 같다. 모든 분자척도들에 의하면 좌우대칭동물이 해면동물과 방사대칭동물과 같은 여타 동물과 큰 거리를 두고 떨어져 있다. rRNA에 의한 계통에서는 모든 좌우대칭동물이 긴 계통수가지를 가지고 서로 묶이고 상대적으로 이배엽동물은 계통수가지가 짧다. 따라서, 좌우대칭동물이 해면동물과 방사대칭동물과 같

은 여타 동물과 큰 거리를 두고 떨어져 있는 것처럼 과장되었을 가능성도 있다. 그래서, 어떤 이배엽동물이 삼배엽동물과 더 가까운 지를 알 수 없다. 이런 rRNA에 의한 계통이 다른 분자척도에 의해서 확인되어야 하는 데 형태에 의한 계통과 rRNA에 의한 계통을 비교하면 서로 매우 다르지만, rRNA에 의한 어떠한 동물문들의 위치는 형태진화의 가설들을 잘 설명하기도 한다(Peterson and Eernisse, 2001). 따라서, rRNA에 의한 동물계통의 신뢰성을 확보하기 위해서 다른 분자척도에 의해 rRNA 계통을 확인하는 작업이 필요한 데, 이 작업은 rRNA와 같이 장구한 진화시간에 걸쳐 분석할 수 있는 유전자를 찾기가 쉽지 않고 rRNA 데이터베이스처럼 많은 정보를 담고 있는 데이터베이스를 구축하기 위해 정보를 축적하는 노력이 필요하기 때문에 이제 시작단계이다. 따라서, rRNA에 의한 계통을 제외하고 다른 유전자(예, EF1-α, HSP 70 등)에 의한 포괄적인 계통은 거의 없다. 그러나, 최근의 Hox 유전자에 의한 계통연구는 촉수담륜동물과 탈피동물의 존재를 다시 확인하였다. 한편, 미토콘드리아의 유전자 상호위치에 의해 일부 동물문의 계통을 알아내는 접근(Boore and Brown, 1998)과 유전체의 SINE과 같은 retroposon의 삽입을 이용한 계통(Shedlock and Okada, 2000) 등 유전체에서 상대적으로 빈도가 적은 변화에 의한 정성적인 접근도 시도되고 있다(Rokas and Holland, 2000). 또한, Hox 유전자의 수와 타입을 분석하면 강력한 정성적인 도구가 될 수 있다(de Rosa *et al.*, 1999; Kim *et al.*, 2000). 이러한 접근은 비교적 밀접된 대상분류군에서 같은 재배열이 일어난다면 염기서열에 의한 계통보다 성인적상동(homoplasy)에 대해 안전하다. 그렇지만, 이러한 재배열이 반드시 대상 분류군들에서 확인되어 분석에 이용되어야 하는 문제가 있다. 즉, 어떠한 재배열이 대상 분류군에서 발견되지 않으면 이것을 이 정성적인 접근으로 해결하기가 어렵다. 한편, 18S rRNA로 대표되는 분자정보와 형태분석에 의한 정보를 혼합(combine)하거나 독립적으로 분석하여 서로 비교해 보면 두 가지 서로 다른 정보의 차이를 파악하여 문제를 일으키는 부위를 확인하고 일치되는 정보를 이용하면 계통수 작성에 더욱 상승효과를 얻을 수 있다(Kim *et al.*, 1996; Giribet *et al.*, 2001; Peterson and Eernisse, 2001).

새로운 진화적 의미 및 시각

분자 동물계통은 동물진화에 관해 다음과 같은 의미를 제공한다. 첫째, 전통 계통에 의하면 무체강동물과 의체강동물 같이 진화적으로 중간 위치에 있던 무리들(intermediates)이 분자계통에 의하면 더 이상 존재하지 않는다. 따라서, 이것은 이배엽동물에서 체강을 가진 삼배엽동물로의 진화가 이런 중간적 동물들을 거치지 않고 일어났다는 것을 제시한다(Adoutte *et al.*, 1999). 또한 이것을 통해서 좌우대칭동물 체형의 기원을 이해하기가 어렵지만, 좌우대칭동물의 유전적 유사성에 대한 더욱 많은 예측을 가능하게 한다(Adoutte *et al.*, 2000). 예를 들어, 편형동물과 유형동물(Kmita-Cunisse *et al.*, 1998)과 같은 비체절동물이 고등한 체절동물에서 볼 수 있는 거의 완전한 Hox 유전자 구조를 가지는 것은 전통 계통으로는 상상할 수 없었다. 분자계통에 의하면 편형동물과 유형동물과 같이 비교적 단순한 동물문들은 선구동물과 후구동물이 갈라진 이후에 출현하여서 절지동물과 척추동물과 같이 보다 복잡한 동물문들과 같은 유전자 조성을 공유했다는 것이다. 반대로 선형동물은 Hox 유전자의 수가 상대적으로 적은 데 이것은 선형동물이 퇴화되는 과정이라고 설명할 수 있다. 이것은 선형동물 발생의 특정양상 및 발생 패턴형성(pattern formation) 과정과 밀접한 연관이 있다. 이러한 것들을 여타 의체강동물에서 검증할 필요가 있다. 둘째, 분자계통에 의하면 캄브리아기 초에 일어났던 동물의 폭발적 증가(Cambrian explosion)에 대한 여러 가정들을 검증하기 위한 토대가 된다. 이러한 폭발적인 진화가 다세포동물의 조상에서 일어났는지 좌우대칭동물의 조상에서 일어났는지 여부가 가장 큰 의문이고 이에 따라서, 이러한 폭발적 증가가 새롭고 거대한 유

전적 변화에 의해 일어난 것인지 아니면 이미 유전적으로 복잡하고 새로운 변화에 대해 반응하도록 잘 조직된 동물들에 외부적 요인들이 작용하여 일어난 것인지도 커다란 문제이다. 이러한 문제에 답하기 위해서 선캄브리아기 화석 연구가 계속되어야 하고(Knoll and Carroll, 1999), 현생 자포동물, 유즐동물에서 발생조절유전자들에 대한 연구가 수행되어야 한다(Ferrier and Holland, 2001). 또한, 화석연구와 현생동물의 연구를 통해서 원시형질의 상태를 알 수 있으므로 현생종에서 나타나는 유전발생 및 진화의 방향성을 추론하는 데 도움이 된다.

셋째, 분자계통에 의하면, 환형동물과 절지동물이 떨어져서 각각 서로 다른 무리인 촉수담륜동물과 탈피동물에 속하므로 체절에 대한 이전에 개념, 즉 체절이 없는 동물에서 환형동물과 절지동물을 묶는 무리가 출현한다, 을 반박하고 있다. 그렇다면, 촉수담륜동물과 탈피동물에 각각 체절동물이 포함됨으로 촉수담륜동물과 탈피동물의 조상은 체절화된 몸을 가지고 있는가(따라서, 촉수담륜동물과 탈피동물에 속하는 무체절동물은 이차적으로 체절이 퇴화되었다) 혹은 체절이 이 두 무리에서 각각 독자적으로 두 번 이상에 걸쳐 얻어진 것인가 하는 의문이 남는다. 한편, 선구동물과 후구동물은 Hox 유전자 뿐만 아니라 여러 유전적 유사성을 보여주는 데 이에 대한 두 가지 설명이 가능하다. 이들의 공동조상은 이미 유전적인 복잡성을 가진 정교한 동물이어서(DeRobertis, 1997) 공동조상의 유전자가 현생 선구동물과 후구동물의 유전자들과 같은 기능을 한 것으로 본다. 두 번째 가정은 공동조상은 매우 단순한 동물이었고(Peterson *et al.*, 1997) 이들이 가진 유전자들은 현생 선구동물과 후구동물의 유전자들과는 다르지만 관련이 있는 기능을 한 것으로 보고 현생 선구동물과 후구동물들은 후에 각각 독립적으로 이 유전자들의 유사한 기능을 얻은 것으로 본다. 이러한 여러 논란에도 불구하고, 대개 다음과 같은 공통적 의견에 접근하고 있다. 조상이 가지고 있던 유전자와 단백질 기능은 이미 고도로 조직화된 연관사슬 구조 속에 있어서 진화과정에서 이들의 기능 분화는 새로운 구조를 만들어 냄으로 가능한 것이 아니라 기존의 연관구조의 구성요소(module)들을 독립화(uncoupling)하여 새로운 구성조합을 만들므로 가능하다고 보고 있다. 이러한 것은 보다 상위의 구조들의 분화에도 적용될 것으로 본다.

현생 선구동물과 후구동물들을 비교하고 이들의 상동형질들을 세밀히 분석하면 좌우대칭동물의 공동조상이 어떠했는지 예측해 볼 수도 있다. 특히, 염기서열에 의한 유전적 상동성을 이러한 접근으로 확인할 수도 있다. 또한, 현재 진행되고 있는 동물유전체사업을 통해서 몇 가지 모델동물의 완전한 유전체 정보가 알려지면 각 동물군에 특이한 유전자군(gene family)의 팽창과 축소에 관한 정보를 수집함(Ruvkun and Hobert, 1998)으로서 진화에 의한 유전체 분화 메커니즘에 대한 보다 많은 지식을 갖게 된다. 따라서, 어떠한 유전체 변화가 발생조절 그리고 형태변화에 관련된 것인지 결정하는 연구가 가능하게 된다. 이렇게 함으로서 어떠한 유전자군 혹은 유전자회로가 진화하기 쉽고 반대로 어떠한 것이 변화하지 않는가에 대한 정보도 얻을 수 있다. 이러한 의미에서 연구가 상대적으로 되지 않았고 진화상 상당한 중요성을 가진 촉수담륜동물, 방사대칭동물, 극피동물, 두삭동물, 미삭동물, 연골어류, 무악류 등의 유전체사업이 필요하다. 현재 생물학 연구를 위한 모델동물로 이용되는 동물들이 모두 이 거대한 무리에 속하지 않는다(예외, 환형동물, 미삭동물). 생물정보학(bioinformatics)과 기능유전체학(functional genomics)의 방법들을 동원하면 유전체 정보로부터 단순히 유전자의 수와 유전체 크기에 관한 정보 뿐만 아니라 유전체 수준의 유전자조절메커니즘, 유전자의 상호협동 작용 등 매우 입체적인 정보들을 얻을 수 있다(Holland, 1999; Pennacchio and Rubin, 2001; White, 2001). 특히, 진화하면서 조절유전자의 상호관계(gene network)가 변화하거나(Carroll, 1995; Davidson, 2001), 유전체 복제(genome duplication) (Ohno, 1970; Ruddle *et al.*, 1994)와 조절부위의 변경(Shashikant *et al.*, 1998; Carroll *et al.*, 2001)으로 인해 새로운 동물체형이 발생할 가능성이 높다. 한편, 좌우대칭동물과 이것의 외부군(outgroup)인 해면동물, 자포동물, 유즐동물들의 유전체학 및 발생학 정보를 비교하면 좌우대칭동물 공동조상의 성격에 대한 정보를 명확히 얻을

수도 있다. 따라서, 분자계통은 동물의 공동조상에 대한 새로운 가정들을 세울 수 있는 뼈대와 비교발생학(comparative developmental biology) 및 비교유전체학(comparative genomics) 정보가 해석될 수 있는 토대를 제공한다.

감사의 글

동물문의 최근 정보와 용어들에 대한 의견을 주신 서울대학교의 김훈수 교수, 대구대학교의 장천영 교수께 감사를 드린다. 또한, 내용에 대한 올바른 지적들과 더불어 표현을 바로 잡아준 3명의 심사위원들께 감사를 드린다.

인 용 문 헌

Abouheif, E., R. Zardoya and A. Meyer, 1998. Limitation of metazoan 18S rRNA sequence data: implications for reconstructing a phylogeny of the animal kingdom and inferring the reality of the Cambrian explosion. J. Mol. Evol., **47**: 394-405.

Adoutte, A., G. Balavoine, N. Lartillot and R. de Rosa, 1999. Animal evolution. Trends Genet., **15**: 104-108.

Adoutte, A., G. Balavoine, N. Lartillot, O. Lespinet, B. Prud' homme and R de Rosa, 2000. The new animal phylogeny: reliability and implications. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **97**: 4453-4456.

Aguinaldo, A. M., J. M. Turbeville, L. S. Linford, M. C. Rivera, J. R. Garey, R. A. Raff and J. A. Lake, 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. Nature, **387**: 489-493.

Balavoine, G., 1997. The early emergence of platyhelminths is contradicted by the agreement between 18S rRNA and Hox genes data. C. R. Acad. Sci., **320**: 83-94.

Balavoine, G., 1998. Are platyhelminthes coelomates without a coelom? An argument based on the evolution of Hox genes. Am. Zool., **38**: 843-858.

Barnes, R. D., 1985. Invertebrate Zoology. Saunders College, Philadelphia.

Bartels, J. L., M. T. Murtha and F. H. Ruddle, 1993. Multiple Hox/HOM-class homeoboxes in Platyhelminthes. Mol. Phylogenet. Evol., **2**: 143-151.

Boore, J. L. and W. M. Brown, 1998. Big trees from little genomes: mitochondrial gene order as a phylogenetic tool. Curr. Opin. Gene. Dev., **8**: 668-674.

Brusca, R. C. and G. J. Brusca, 1990. Invertebrates. Sinauer, Sunderland, MA.

Cameron, C. B., J. R. Garey and B. J. Swalla, 2000. Evolution of the chordate body plan: new insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **97**: 4469-4474.

Carroll, S. B., 1995. Homeotic genes and the evolution of arthropods and chordates. Nature, **376**: 479-485.

Carroll, S. B., J. K. Grenier and S. D. Weatherbee, 2001. From DNA to Diversity. Blackwell Science. Malden, MA.

Cavalier-Smith, T., M. T. E. P. Allsopp, E. E. Chao, N. Boury-Esnault and J. Vacelet, 1996. Sponge phylogeny, animal monophyly, and the origin of the nervous system: 18S rRNA evidence. Can. J. Zool., **74**: 2031-2045.

Collins, A. G., 1998. Evaluating multiple alternative hypotheses for the origin of Bilateria: an analysis of 18S rRNA molecular evidence. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **95**: 15458-15463.

Davidson, E. H., 2001. Genomic Regulatory Systems. Academic Press, New York.

DeRobertis, E. M., 1997. The ancestry of segmentation. Nature, **387**: 25-26.

de Rosa, R., J. K. Grenier, T. Andreeva, C. E. Cook, A. Adoutte, M. Akam, S. B. Carroll and G. Balavoine, 1999. Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution. Nature, **399**: 772-776.

Eernisse, D. J., J. S. Albert and F. E. Anderson. 1992. Annelida and Arthropoda are not sister-taxa: a phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology. Syst. Biol., **41**: 305-330.

Felsenstein, J., 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. Syst. Zool., **27**: 401-410.

Ferrier, D. E. K. and P. W. H. Holland, 2001. Ancient origin of the Hox gene cluster. Nature Reviews Genetics, **2**: 33-38.

Field, K. G., G. J. Olsen, D. J. Lane, S. J. Giovannoni, M. T. Ghiselin, E. C. Raff, N. R. Pace and R. A. Raff, 1988. Molecular phylogeny of the animal kingdom Science, **239**: 748-753.

Gerhart, J. and M. Kirschner, 1997. Cells, Embryos, and Evolution. Blackwell Science. Malden, MA.

Giribet, G., G. D. Edgecombe and W. C. Wheeler, 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. Nature, **413**: 157-161.

Halanych, K. M., J. D. Bacheller, A. M. Aguinaldo, S. M. Liva, D. M. Hillis and J. A. Lake, 1995. Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals. Science, **267**: 1641-1643.

Holland, P. W. H., 1999. The future of evolutionary developmental biology. Nature, Suppl., **402**: C41-C44.

Hwang, U. W. and W. Kim, 1999. General properties and phylogenetic utilities of nuclear ribosomal DNA and mitochondrial DNA commonly used in molecular systematics. Korean J. Parasitol., **37**: 215-228.

Hwang, U. W., F. Markus, D. Tautz, C. J. Park and W. Kim, 2001. Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. Nature, **413**: 154-157.

Hyman, L. H., 1940. The Invertebrates. Protozoa through Ctenophora. Vol. I. McGraw-Hill, New York.

Kim, C. B., S. Y. Moon, S. R. Gelder and W. Kim, 1996. Phylogenetic relationships of annelids, molluscs, and arthropods evidenced from molecules and morphology. J. Mol. Evol., **43**: 207-215.

Kim, C., C. Amemiya, W. Bailey, K. Kawasaki, J. Mezey, W. Miller, S. Minishima, N. Shimizu, G. Wagner and F. Ruddle, 2000. Hox cluster genomics in the horn shark, *Heterodontus francisci*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **97**: 1655-1660.

Kim, J., W. Kim and C. W. Cunningham, 1999. A new perspective on lower metazoan relationships from 18S rDNA sequences. Mol. Biol. Evol., **16**: 423-427.

Kmita-Cunisse, M., F. Loosli, J. Bierne and W. J. Gehring, 1998. Homeobox genes in the ribbonworm *Lineus sanguineus*: evolutionary implications. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **95**: 3030-3035.

Knoll, A. H. and S. B. Carroll, 1999. Early animal evolution: emerging views from comparative biology and geology. Science, **284**: 2129-2137.

Meglitsch, P. A. and F. R. Schram, 1991. Invertebrate Zoology. Oxford University Press. New York.

Min, G., S. Kim and W. Kim, 1998. Molecular phylogeny of arthropods and their relatives: polyphyletic origin of arthropodization. Mol. Cells, **8**: 75-83.

Nielsen, C., 1995. Animal Evolution: Interelationships of the Living Phyla. Oxford University Press, New York.

Ohno, S., 1970. Evolution by Gene Duplication. George Allen and Unwin, London.

Pennacchio, L. A. and E. M. Rubin, 2001. Genomic strategies to identify mammalian regulatory sequences. Nature Reviews Genetics, **2**: 100-109.

Peterson, K. J., R. A. Cameron and E. H. Davidson, 1997. Set-aside cells in maximal indirect development-

evolutionary and developmental significance. BioEssays, **19**: 623-631.

Peterson, K. J. and D. J. Eernisse, 2001. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences. Evol. Dev., **3**: 170-205.

Philippe, H., A. Chenuil and A. Adoutte, 1994. Can the Cambrian explosion be inferred through molecular phylogeny? Development, Suppl., 15-25.

Rokas, A and P. W. H. Holland, 2000. Rare genomic changes as a tool for phylogenetics. Trends Ecol. Evol., **15**: 454-459.

Ruddle, F. H., K. L. Bentley, M. T. Murtha and N. Risch, 1994. Gene loss and gain in the evolution of the vertebrates. Development, Suppl., 155-161.

Ruiz-Trillo, I., M. Riutort, D. T. Littlewood, E. A. Herniou and J. Baguna, 1999. Acoel flatworms: earliest extant bilaterian metazoans, not members of Platyhelminthes. Science, **283**: 1919-1923.

Ruvkun, G. and O. Hobert, 1998. The taxonomy of developmental control in *Caenorhabditis elegans*. Science, **282**: 2033-2041.

Sarich, V. M. and A. C. Wilson, 1973. Generation time and genomic evolution in primates. Science, **179**: 1144-1147.

Shashikant, C. S., C. B. Kim, M. A. Borbely, W. C. Wang and F. H. Ruddle, 1998. Comparative studies on mammalian Hoxc8 early enhancer sequence reveal a baleen whale-specific deletion of a cis-acting element. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **95**: 15446-15451.

Shedlock, A. M. and N. Okada, 2000. SINE insertion: powerful tools for molecular systematics. BioEssays, **22**: 148-160.

Tajima, F., 1993. Simple methods for testing the molecular evolutionary clock hypothesis. Genetics, **135**: 599-607.

Turbeville, J. M. and E. E. Ruppert, 1985. Comparative ultrastructure and the evolution of nemertines. Am. Zool., **25**: 53-71.

Turbeville, J. M., K. G. Field and R. A. Raff, 1992. Phylogenetic position of Phylum Nemertini, inferred from 18S rRNA sequences: molecular data as a test of morphological character homology. Mol. Biol. Evol., **9**: 235-249.

White, K. P., 2001. Functional genomics and the study of development, variation and evolution. Nature Reviews Genetics, **2**: 528-537.

Winnepenninckx, B., T. Backeljau, L. Y. Mackey, J. M. Brooks, R. De Wachter, S. Kumar and J. R. Garey, 1995. 18S rRNA data indicate that Aschelminthes are polyphyletic in origin and consist of at least three distinct clades. Mol. Biol. Evol., **12**: 1132-1137.

김훈수, 이창언, 노분조. 1997. 동물분류학. 집현사.

한국생물과학협회. 2001. 생물학사전. 2판. 아카데미서적.

RECEIVED: 7 September 2001
ACCEPTED: 18 September 2001

New Animal Phylogeny

Chang-Bae Kim and Won Kim*
(Korea Research Institute of Bioscience and Biotechnology, Taejon 305-333, Korea;
*School of Biological Sciences, Seoul National University, Seoul 151-742, Korea)

ABSTRACT

Animal phyla in the traditional animal phylogeny were organized into an order of increasing body plan complexity, which was based on the similarities in early embryonic stages. Molecular phylogeny mainly by 18S rRNA data provides recently re-evaluation of the traditional evolutionary scenario. The current molecular-based view of animal relationships strongly suggest the burst of two groups regarded as intermediate grades of body complexity in the traditional concept and displacement of them into higher positions in the tree. The new animal tree provides a framework within which new picture of bilaterian ancestor could be drawn, and comparative developmental and genomic data to be interpreted.